



進化ゲノミクスから見る「植物の性」

最新ゲノム技術が紐解く「性進化の共通性」とは？

赤木剛士 Takashi AKAGI

植物の「性」と聞いて、ピンとこない方が多いかもしれない。植物には「おしべ」「めしべ」の両者が1つの花に揃った「両性花」という存在が一般的であるが、一部の植物たちは動物と同じように性染色体によって制御される「性別」を手に入れてきた。この植物の性に関する研究は100年以上も続くものであるが、つい数年前までその決定メカニズムは謎に包まれていた。この局面を打開した1つが「ゲノム解析技術の進展」である。ここでは、植物で初めてとなる性別決定遺伝子の同定の例から、最近の性染色体進化に関わる研究まで幅広くその動向を紹介する。

植物の性研究

植物の性に関する研究は、1903年にカラスウリの仲間から初めて「遺伝する性別」が発見されて以来、100年以上も盛んに行われてきた研究である。動物とは異なり、植物は「両性花」といわれるおしべ・めしべの両者を1つの花に持つ状態を基本としているが、ここから、いわゆる「オス・メス」という個体あたり単一の性を持つ種が独立に進化してきたと考えられている。これらの種では動物と同じようにX/Y染色体と呼ばれるような性染色体によって性別が決定しており、古くからこの性染色体に関する研究が顕微鏡観察や進化理論的な観点から行われてきた。

一方、性別を決めている遺伝子という観点から見ると、何十年も全く研究が進まなかったのが現状である。これには性染色体という存在自体の遺伝的解析の難しさに加えて、多くの植物が性別を持っていないこと、特に「モデル植物」と呼ばれる種において、性別を有する種がいなかったという現状も理由としてあるように思われる。例えば、動物（脊椎動物）ではマウスにおいて性決定遺伝子 SRY が1990年にすでに同定されており¹⁾、メダカやアフリカツメガエルにおいて

あかぎ・たかし
岡山大学学術研究院環境生命自然科学学域 教授
〔経歴〕2011年京都大学大学院農学研究科博士課程修了、博士（農学）。同年同大学白眉プロジェクト特定助教、同助教、19年岡山大学准教授、21年同大学研究教授、23年より現職。〔専門〕園芸学・作物進化学。〔趣味〕音楽（演奏・作編曲）・海釣り。
E-mail: takashia@okayama-u.ac.jp



もこれに続く形で性決定遺伝子が同定された。

他方、植物では、性染色体の進化が極めて速いということもあり、性決定遺伝子の発見には困難を極めていた。そんな中、一筋の希望を指したのが、2010年頃に一気に技術開拓された「次世代シーケンシング（ただし今ではもう「次世代」ではない）」と呼ばれる大量ゲノム解読技術であり、これは、その扱う情報量の多さから「バイオインフォマティクス」として認識されている技術である。

柿における性決定遺伝子の発見

実は、植物で初めて性決定遺伝子が同定されたのは日本人にはなじみの深い「柿」であり、これは、その分野の研究者たちにとっても意外なことだったようである。というのも、柿の仲間（カキ属植物）は、そのゲノム情報が全く解読されていないだけでなく、遺伝学的にも分子生物学的にも、研究基盤の整備が非常に遅れている、いわゆる「非モデル」といわれる存在だった。ある種をゲノム解析する際に、その基本となる基盤配列のことを「参照ゲノム配列」と呼び、これを構築することが、言わば最初の仕事として当然やるべきことであったが、柿の研究では、そのセオリーを無視した「ゲノムの言葉遊び」のような解析法（図1）で、直接的にY染色体上にある性決定遺伝子「OGI（雄木）」の同定に至っている²⁾。

柿の性決定遺伝子同定を皮切りに、次世代シーケンシングを基にしたバイオインフォマティクスの手法による性染色体構造・性決定遺伝子の解析は急増しており、2020年までにアスパラガスやキウイフルーツ・

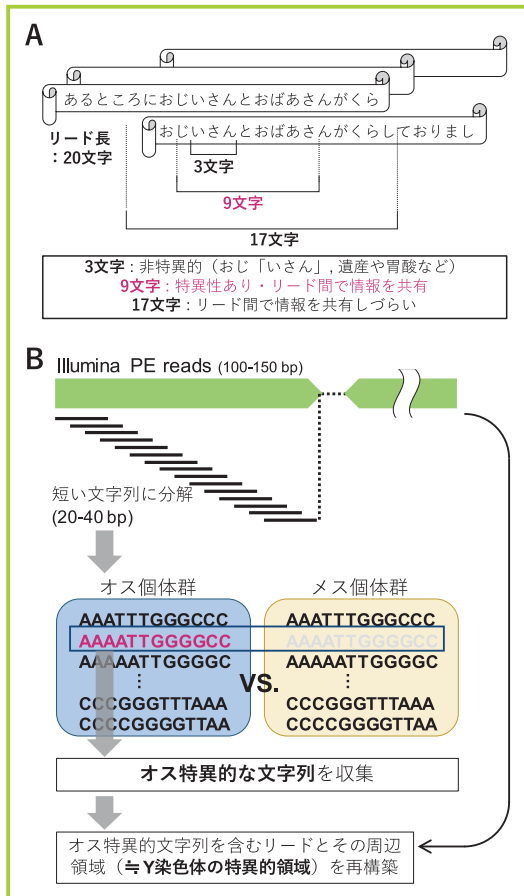


図1 断片的な次世代シーケンスリードからのオス特異的配列の構築
 A: 文字列長による特異性とリード間共有性のバランス。
 B: 実際の解析フロー。

ポプラなどで決定遺伝子の同定が相次いだ^{3~5)}。一方、これらの種で同定された性決定遺伝子は、完全に独立した分子種であり、柿における性決定遺伝子 *OGI* とも全く異なるものであった。植物の性というものが本来は独立に進化してきたものである以上、この事実は当然と言えば当然であるが、その進化に何か「共通性」のようなものがないのだろうか？

「ゲノム・遺伝子の倍化」が生み出す性決定遺伝子

全ゲノム情報というものは、遺伝子の配列や場所などを検索する、単なる「辞書」や「地図」として使われがちであるが、実は、それ自体がかなり多くの進化的なログを有している。例えば、全ゲノム情報内に内在する相同遺伝子群の変異率を総当たり戦で調べることで、それらの相同因子が「分岐してからの時間」を推察することができる(図2A)。これは、変異率というものの多くが中立的であり、もともと1つであったものが2つに分かれてから過ぎた時間に依存することから計算可能なものである。さて、もしもゲノ

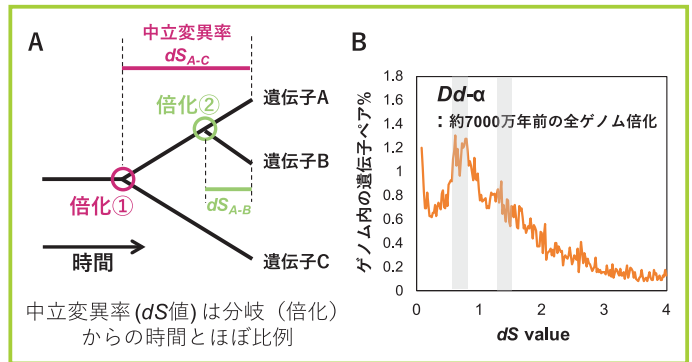


図2 ゲノム中立変異率による分岐・倍化時期の推定
 A: 遺伝子が倍化した時期は中立変異率から推測可能。
 B: 柿ゲノムにおける遺伝子ペア間の中立変異率分布。

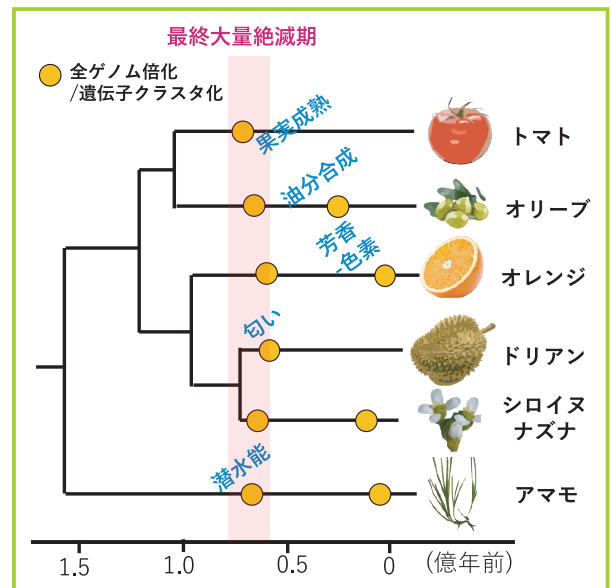


図3 ゲノム・遺伝子倍化による植物の新形質獲得

ムの中の多くの相同遺伝子が同じ変異率を有していたらどういふ解釈ができるだろうか？ これは、「ある瞬間に多くの遺伝子が倍化した」つまり「ゲノムが倍化した」瞬間を捉えていることになる(図2B)。

この「ゲノム倍化」、植物では極めて多くの種が歴史的に経験していることが明らかになっており、その多くでその種を代表するような形質(ドリァンの「匂い」やアマモの「潜水能」など)を獲得したことがわかっている⁶⁾(図3)。ゲノムや遺伝子の倍化が起こると、もともと1つの機能を担っていたものが2つ以上に増えることによって機能分担や新しい機能を獲得するものが現れてくる。古くは1970年に大野乾博士が提唱した「遺伝子重複説」という概念に起因するものである。では、これと性決定遺伝子がどのような関係にあるか？ というと、実は多くの性決定遺伝子もゲノムもしくは遺伝子倍化によって生まれ、これまでにない機

能を獲得した「新機能遺伝子」だったのである⁷⁾。さらに、幾つかのケースにおいては、倍化遺伝子が「積極的に性決定の機能を獲得した」ことも明らかになった。これは、急速な発現変化や、アミノ酸配列に変化を及ぼす変異（非同義置換：*dN*）と中立的な変異（同義置換：*dS*）のバランスを系統進化樹上の推移において検出することで明らかになる指標であり、一般的には「正の選択圧」と呼ばれるものである。これらの結果から、植物は、その進化の中で頻繁に起きたゲノム倍化を利用して、性別というものを独立的かつ積極的に獲得したことがうかがえた。

性染色体の進化

性決定遺伝子を含む巨大な構造体である性染色体の進化動向は動植物問わず、当該分野の最大の注目点である。特に、本来はゲノム解読自体が難しかった性染色体において、近年のさらなるゲノム解読技術、例えば PacificBio HiFi リードや Oxford Nanopore リードと呼ばれるロングリード解析や、それらをアンカリングする手法論である Omni-C もしくは Bionano Optical Genome Mapping (OGM) といったものの登場は決定的な技術革新となったように思われる。実際、この2~3年間だけでも、多くの植物群において完全長の性染色体ゲノム解読の全ゲノム情報の報告が相次いでいる。さて、性染色体のゲノム情報の解読から、植物の性染色体は意外なほど「バラバラに進化した」ということがわかってきた。この「バラバラ」とは、もちろんそのゲノム配列の特異性という意味でもそうであるが、100万年もしないうちに極めて急速に X/Y 染色体が異型化したものもあれば、数千万年もの長い時間をかけてもほとんど構造を進化させていないものまで、千差万別という状況であった。

さらに、1つの系統群（あるいは種や属）において、そのゲノム多様性をカバーすべくたくさんのゲノム解読を網羅する解析のことを pangenome（汎ゲノム）解析と呼ぶが、この pangenome 解析をマタタビ属やヤナギ科植物に適用することにより、本来は1つの場所に固定されているはずの性決定遺伝子が、ゲノムの中を飛び廻り、次々と更新されていく性染色体（ネオ性染色体）という存在も明らかになりつつある^{5,8)}。つまり、単一の系統内においても、その性染色体の進化は画一的なものではなくバラバラな進化を続けているとい

う、植物特有の進化動態が明らかになりつつある。

性染色体の進化解析については、今のゲノム技術革新の下でようやく火が付き始めた段階であり、まだまだ未知の進化メカニズムが明らかになってくるものと思われる。動物では考えられないほど大きな性染色体を急速に進化させたヒロハノマンテマや、ショウジョウバエと同じように性染色体と常染色体の比によって性別が決定するホップやスイバなど、研究対象としてのタネは尽きることがない。

今後の展望

近年のゲノム解析技術の進展に歩調を合わせた進化学・集団遺伝学などによって、新しい性決定研究の世界が開かれている真っ最中であるが、バイオインフォマティクスという観点から見ると、まだまだ伸びしろが残っている。例えば、植物の系統特異的な性進化においては上で紹介したようなゲノム倍化に依存した遺伝子の機能分化・新機能獲得が深くかかわっているが、その中でも倍化遺伝子のうちどちらか一方が新しい場所（器官）で発現獲得するようなケースが往々にして鍵となっている。しかし、既存の分子生物学的手法において、ゲノム配列から遺伝子発現を予測・モデリングする系というものは十分には開拓されていない。近年になって、人工知能（AI）の観点からこれらを打開する発想が生まれており、膨大なゲノム情報の蓄積への深層学習（ディープラーニング）によって、新規遺伝子発現制御を生み出すゲノム配列の同定なども植物において可能になりつつある^{9,10)}。AIによる新視点は進化モデルの推定や進化シミュレーションにも用いられ始めており、今後の活用にも注目したいところである。

- 1) A. H. Sinclair, P. Berta, M. S. Palmer, J. R. Hawkins, B. L. Griffiths, M. J. Smith, J. W. Foster, A. M. Frischauf, R. Lovell-Badge, P. N. Goodfellow, *Nature* **1990**, 346, 216.
- 2) T. Akagi, I. M. Henry, R. Tao, L. Comai, *Science* **2014**, 346, 646.
- 3) A. Harkess et al., *Nat. Commun.* **2017**, 8, 1279.
- 4) T. Akagi et al., *Nat. Plants* **2019**, 5, 801.
- 5) N. A. Müller et al., *Nat. Plants* **2020**, 6, 630.
- 6) Y. Van de Peer, E. Mizrachi, K. Marchal, *Nat. Rev. Genet.* **2017**, 18, 411.
- 7) K. Masuda, T. Akagi, *Breeding Sci.* **2023**, 73, 95.
- 8) T. Akagi, E. Varkonyi-Gasic, K. Shirasawa, A. Catanach, I. M. Henry, D. Mertten, P. Datson, K. Masuda, N. Fujita, E. Kuwada, K. Ushijima, K. Beppu, A. C. Allan, D. Charlesworth, I. Kataoka, *Nat. Plants* **2023**, 9, 393.
- 9) Z. Avsec et al., *Nat. Methods*, **2021**, 18, 1196.
- 10) T. Akagi, K. Masuda, E. Kuwada, K. Takeshita, T. Kawakatsu, T. Ariizumi, Y. Kubo, K. Ushijima, S. Uchida, *Plant Cell* **2022**, 34, 2174.